认知空间映射及其神经机制*

吴际[1,2,3]　李会杰[2,3]

1.南宁师范大学教育科学学院，南宁 530001；

2.中国科学院行为科学重点实验室（中国科学院心理研究所），北京 100101；

3.中国科学院大学心理学系，北京 100049

摘 要 认知地图不仅可以映射物理空间，还可以支持认知空间映射，形成包括感知空间、情景记忆空间、概念空间和社会空间等在内的跨不同信息领域的地图式表征。认知空间映射的神经机制包括海马体对潜在结构的抽象和概括、支持分布式位置地图的生成、将信息与背景结构捆绑，以及海马体与其它脑区的协同。未来研究应关注预测性的认知空间地图、海马体对不同精度和层级信息的表征、认知空间映射微观和介观层面的研究空缺以及物理空间和认知空间映射的共同机制和特异性机制等问题。

关键词 认知地图，网格细胞，位置细胞，海马体

“认知地图”的概念最早由 Tolman 提出(Tolman, 1948)。他发现大鼠在走迷宫时并不遵循刺激-反应的规则，而是在大脑中形成了一幅类似地图的内部表征以帮助其完成复杂任务。他认为认知地图是跨领域行为的系统知识组织，且是心理功能的基础。认知地图形成的关键结构被认为是海马体(hippocampal formation)，包括海马(CA 子区、齿状回、下托复合体)和内嗅皮层(Duvernoy, 2005; Schafer & Schiller, 2018)。海马体通过海马中的位置细胞(O’Keefe & Nadel, 1978)和内嗅皮层中的网格细胞(Hafting et al., 2005)帮助构建环境中心的认知地图。具体而言，位置细胞在生物体处于特定位置时放电，不同的位置细胞对不同的位置放电(O’Keefe & Nadel, 1978)；网格细胞则对多个位置放电，呈正六边形结构，为物理空间提供精确的坐标(Hafting et al., 2005)，并能表示位置之间的矢量关系和距离(Bush et al., 2015)。位置细胞和网格细胞因其独特的活动特点为物理空间映射提供了生物学基础。

尽管研究者对物理空间映射及其机制达成了较多的共识，但抽象信息是否能够以认知空间地图的形式表征还有待确认。已有研究以不同物种(老鼠、猴子、蝙蝠或人类)(Aronov et al., 2017; Julian et al., 2018; Killian et al., 2012; Omer et al., 2018)为研究对象，从不同的研究层面(细胞或脑区)(Aronov et al., 2017; Constantinescu et al., 2016; Kraus et al., 2013)，对不同信息(感知、记忆、概念或社会)(Bao et al., 2019; Deuker et al., 2016; Tavares et al., 2015; Theves et al.,

* 广西教育现代化与质量监测研究中心科研基金项目资助(JC2024008)

通信作者：李会杰，E-mail: lihj@psych.ac.cn

2020)构建为认知空间地图展开探索。这些研究提示认知空间映射具有跨信息领域的属性，不同抽象程度和不同类型的认知信息均能被加工进而形成认知地图(表 1)。例如，感知觉信息、情景记忆信息、概念信息和社会信息能够分别被加工形成感知空间认知地图、情景记忆空间认知地图、概念空间认知地图和社会空间认知地图。然而，这些研究是否能够相互支撑、相互佐证仍需厘清。此外，当前对认知空间映射机制的探索还局限在类比物理空间的阶段(Bellmund et al., 2018)，缺乏对认知空间映射真正机制的深入探讨。为此，本文回顾并梳理了动物和人类感知空间、情景记忆空间、概念空间和社会空间映射的研究，并结合微观和宏观层面探讨认知空间映射的神经机制，最后提出研究展望。

1. 认知空间映射

1.1 感知空间映射

感知觉是个体认识世界的开端，是一切心理活动的基础。最近不断有研究发现海马体能够映射感知空间(Aronov et al., 2017; Bao et al., 2019; Killian et al., 2012)，将视觉图像、声音、气味等信息捆绑到由感知觉的基本属性(如声音频率)定义的感知空间背景中，表现出跨感觉模态的编码特点。

在视觉模态下，研究者让猴子观看屏幕上的图片并进行单细胞记录，发现其内嗅皮层的网格细胞以六重旋转对称性(sixfold symmetry)放电模式编码了视野中的多个位置(Killian et al., 2012) (图 1a)。类似的，Julian 等(2018)让人类被试在功能磁共振成像(functional Magnetic Resonance Imaging, fMRI)扫描中完成视觉搜索任务并记录其视线移动方向，在内嗅皮层发现了与网格细胞六重旋转对称性放电模式对应的六重旋转对称性血氧水平依赖(blood oxygen level-dependent, BOLD)信号，即当视线移动方向对齐网格方向时，比不对齐产生更大的神经活动信号，并以 60°为周期(图 1b)。该结果表明可能存在对视觉图像做出反应的网格细胞，这些细胞对“位置”之间的方向进行了编码。在听觉模态下，当训练大鼠区分不同的声音频率以获得奖赏时，其海马中的位置细胞对单个频率的声音放电，覆盖整个任务频率空间，而内嗅皮层中的网格细胞则对多个频率的声音反应(Aronov et al., 2017)，相当于以一维听觉空间结构表征了任务声音频率。在嗅觉模态下，有研究发现啮齿动物可以凭借气味形成周围环境的认知地图，且主要涉及海马 CA1 的位置细胞(Radvansky & Dombeck, 2018)。此外，Bao 等(2019)发现人类能够在二维“气味空间”中导航(图 1c)。在该研究中，当被试不断嗅闻两种混合气味(由两种单一气味构成)，内嗅皮层中出现了六重旋转对称性 BOLD 信号(Bao et al., 2019) (图 1b)。可见，海马体并非专门编码物理空间位置，而是可能拥有适合编码跨模态感

知空间的通用回路。

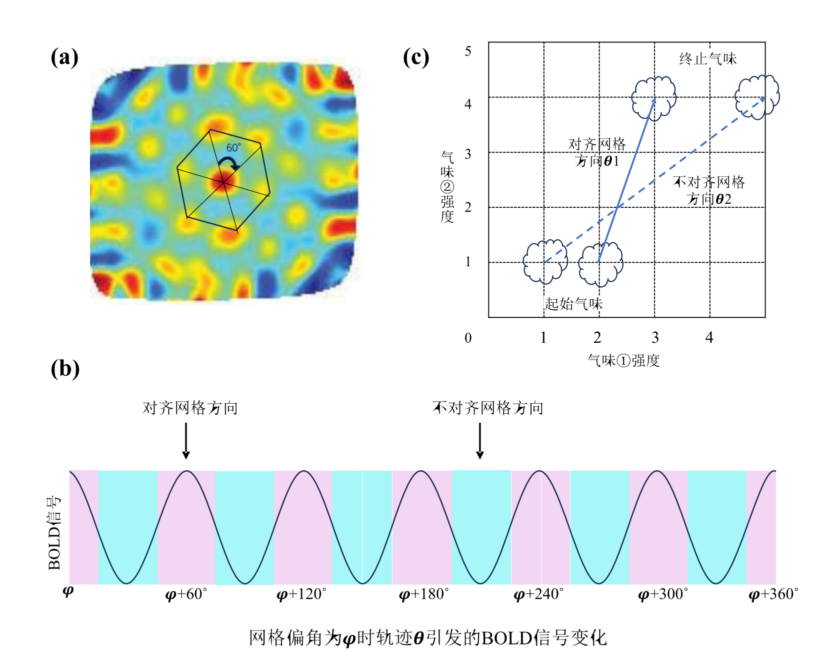


图 1 感知空间映射。(a)一个网格细胞的放电模式投射到视觉空间上。该网格细胞以正六边形放电模式平铺整个视觉空间，当猴子的视线移动到正六边形的顶点和中心时，该网格细胞激活程度最大。图片改编自 Killian 等(2012)。(b)气味空间。气味空间的两个维度分别由两种单一气味的强度标定。执行气味导航任务会在气味空间中形成不同的导航轨迹(θ 1 和θ 2)。图片改编自 Bao 等(2019)。(c)六重旋转对称性 BOLD 信号。该信号以 60°为周期，当导航轨迹θ 与网格方向对齐时，比不对齐产生更大的神经活动信号。

除了海马体，研究者还在觅食大鼠的初级感觉皮层(S1)(Long & Zhang, 2021)和次级视觉皮层(V2)(Long et al., 2021)发现了位置细胞和网格细胞的活动。此外，人类前梨状皮层(Anterior piriform cortex, APC)在嗅觉导航期间出现了对齐内嗅皮层网格方向的六重旋转对称性 BOLD 信号(Bao et al., 2019)，表明该区域可能存在网格细胞。这些研究提示大脑可能存在一套全面的感知信息映射系统。然而，由于上述研究主要操纵非空间的感知觉刺激来检验神经元的活动，而这些感知觉刺激的抽象程度较低，用来支持认知空间映射稍显薄弱，需要进一步探讨大脑对更抽象的认知信息(如记忆、概念、社会信息等)的表征映射。

1.2 情景记忆空间映射

情景记忆是一种对个人生活事件的记忆，个体往往根据事件的时空特点将其转换为适宜的心理表征，以恰当地反映事件之间的关联，进而帮助情景记忆的提取(Ekstrom & Yonelinas, 2020; Gauthier & van Wassenhove, 2016)。根据 Eichenbaum 等(1997, 1999)的记忆空间理论，连续发生或经历的事件及其位置构成情景记忆，不同的情景记忆通过重叠或公共的元素互相

关联，进而组织成更复杂的关系记忆网络。其中，“连续发生或经历”可以看作情景记忆的时间维度，“位置”可以看作空间维度，情景记忆空间因此可以看作是将事件沿着时间和空间维度编码的特定记忆空间。海马则提供了一种通用机制整合时间和空间维度，将事件置于特定的时空背景下(Cohen & Eichenbaum, 1993; Eichenbaum, 2004, 2014; Eichenbaum et al., 1999)。

研究者发现动物海马体中存在类似位置细胞功能的“时间细胞”(Kraus et al., 2015; Kraus et al., 2013; MacDonald et al., 2011; Pastalkova et al., 2008; Salz et al., 2016)。这种细胞能够在一个与事件关联的时间结构中的某一时刻放电，不同的时间细胞在不同的时刻放电，覆盖整个时间结构，为编码事件发生的顺序提供支持。MacDonald 等(2011)让大鼠完成由两个事件和一个时间间隔组成的物体-延迟-气味序列(Object-Delay-Odor Sequences)任务。在该任务中，大鼠首先学习一个物体(事件 1)，然后进入封闭狭小的通道经历一段时间间隔(延迟)，离开通道后闻到一个气味(事件 2)并做出判断以获得奖赏。结果发现，无论是在事件发生期间还是在时间间隔期间，海马中均能找到在特定时刻放电的神经元。尤其是在时间间隔期间，即使控制了大鼠的位置、方向、速度等因素，这种现象依然存在。表明海马能够将离散的事件用“时间线”串联。研究者进一步发现海马体中编码时间的细胞与位置细胞和网格细胞是部分重叠的，表明海马神经元同时具有时间和空间选择性(Kraus et al., 2015; Kraus et al., 2013; Salz et al., 2016)。还有研究指出海马神经元以类似的方式编码了时间和空间信息，即位置细胞执行了一种通用且单一的算法，用于产生序列以访问和组织分布在皮层单元的感觉经验(Buzsaki & Tingley, 2018; Eichenbaum, 2014; Lisman et al., 2017)。此外，Kraus 等(2013，2015)发现位置细胞和网格细胞可以单独编码或整合时间和空间信息。Kraus 等(2013)将大鼠放在跑步机上，由于没有发生空间位移，大鼠不能通过运动模式或环境线索的改变来激活位置细胞。建模分析结果显示，一部分海马神经元的放电活动被跑动距离或时间单独解释，另一部分则被跑动距离和时间两个因素共同解释。Kraus 等(2015)采用类似的范式，同样发现内嗅皮层中既存在可以单独编码跑动时间或距离的网格细胞，也存在同时编码跑动时间和距离的网格细胞(Kraus et al., 2015)。位置细胞和网格细胞对时空信息的整合实际上是将跑动这一事件置于一定的时空背景下。上述研究从不同方面佐证了海马体能够根据任务需求，单独或同时对时间和空间维度进行编码。

以人类为被试的 fMRI 研究也发现海马不仅能够编码事件的时间维度(Hsieh et al., 2014)，还可以对事件的时间和空间维度进行编码与整合(Deuker et al., 2016; Nielson et al., 2015)。Nielson 等(2015)让被试在一个月的时间里携带一个自动记录的照相机以记录所到之处的场

景，在后续磁共振成像扫描时观看并回忆相机所记录的照片，结果发现海马神经活动反映了照片之间的时间和空间距离的接近性。Deuker 等(2016)让被试在更严格控制的虚拟空间中学习物体的时间和空间接近程度。结果发现，随着物体时间和空间距离的接近，海马神经活动的相似性增加。两个研究均发现海马对事件之间时空“距离”的编码，表明海马构建了关于事件的时空二维情景记忆空间。由于难以采用侵入式的研究范式来检验人类大脑中的细胞活动，fMRI 的结果只能作为神经活动宏观层面的证据。近期，研究者采用颅内微电极记录在人类癫痫患者的海马和内嗅皮层中发现了“时间细胞”(Reddy et al., 2021; Umbach et al., 2020)，在微观层面上验证了人类海马体对记忆空间中时间维度的编码。

1.3 概念空间映射

概念空间映射的研究主要分为两个部分：一般概念空间和特殊概念空间。

1.3.1 一般概念空间

一般概念空间是指将抽象概念捆绑到不同结构的概念空间背景中所形成的认知空间。在本研究中抽象概念主要指实验者人为地将若干属性结合起来所形成的人工概念，反映了一种抽象的思维形式。例如，将一个物体表征到由两个抽象特征组成的二维特征空间中，使概念之间的距离和方向如同物理空间一样可以被计算(Bellmund et al., 2018; Morton & Preston, 2021)。一般概念空间聚焦于人类 fMRI 研究，主要探讨了海马体和内侧前额叶等相关脑区的映射功能(Constantinescu et al., 2016; Theves et al., 2020; Vigano & Piazza, 2020)。

海马体及相关脑区能够对概念特征空间进行表征。Constantinescu 等(2016)假定了一个以鸟的腿部长度和脖子长度构成的二维鸟类空间，任意一只鸟按一定的腿部长度和脖子长度的比例变化可以变成另一只鸟(图 2)。被试观看腿部长度和脖子长度按不同比例变化的鸟时(图 2)，会在假定的二维鸟类空间中形成不同的轨迹(方向向量)，结果发现内嗅皮层和腹内侧前额叶等脑区出现了六重旋转对称性 BOLD 信号(Constantinescu et al., 2016)，表明前述二维鸟类空间和轨迹的假定是成立的，网格细胞能够对概念之间的方向进行编码，将抽象的概念知识(鸟类)组织到二维概念特征空间中。Theves 等(2019)　让被试学习了由两个抽象维度(圆圈大小和方块透明度)定义的物体，结果发现海马的神经活动随着物体在上述两个维度定义的二维概念特征空间中的距离变化而变化。而 Vigano 和 Piazza(2020)则发现个体能构建关于语义概念的二维概念特征空间。在该研究中，被试事先学习了根据两个维度设计的语义概念，结果发现在接受语义概念刺激时内嗅皮层中出现了六重旋转对称性 BOLD 信号，并且那些更相近的语义概念类别引发了更相似的神经活动(Vigano & Piazza, 2020)，表明内嗅皮层能够对语义概念之间的方向和距离进行计算和编码。此外，Theves 等(2020)的研究进一步表明海

马的映射机制是灵活的，能够选择与行为关联的维度来映射概念特征空间。在该研究中，尽管物体概念由三个维度(点状频率、条纹频率和透明度)定义，但海马 BOLD 信号只与参与概念分类的点状频率和透明度维度有关(Theves et al., 2020)。

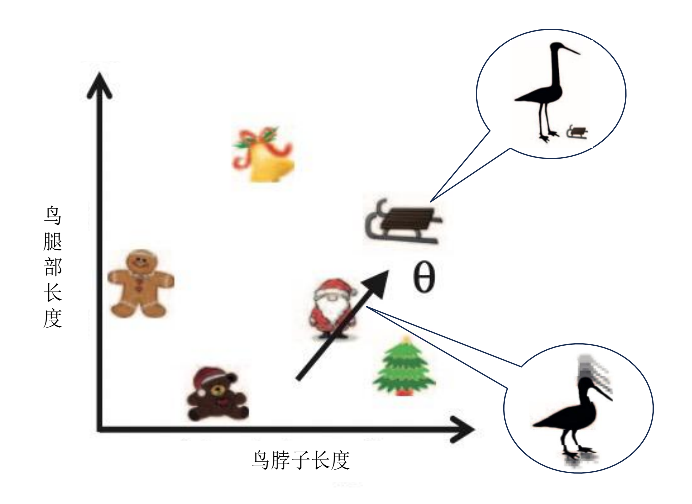


图 2 概念空间映射。Constantinesc 等(2016)假定的鸟类空间。该空间由鸟脖子长度和腿长度两个维度构成。二维鸟类空间中的不同位置对应具有不同脖子长度和腿长度的鸟。研究者设置了 6 个圣诞符号，每个圣诞符号对应鸟类空间中的一只鸟。轨迹θ代表按照一定脖子长度和腿长度比例从一只鸟变成另一只鸟；正式实验前，被试通过自由调整鸟的脖子和腿长度的比例来探索和学习假定的鸟类空间。当被试把鸟变形至特定圣诞符号所对应的鸟时，该圣诞符号会出现在屏幕上。正式实验时，被试观看鸟的脖子和腿长度按照一定比例变形，接着想象如果这只鸟按照这一比例继续变形是否能变成某一圣诞符号，并做出选择。图片改编自 Constantinesc 等(2016)。

在层级结构的概念空间映射中，研究者同样发现海马体及相关脑区的参与。Theves 等(2021)发现海马在概念学习和更新的过程中激活，喙外侧前额叶的神经活动反映了层级概念之间的“距离”。Morton 等(2020)则发现，海马参与了对概念共同特征和不同特征的抽取。在前述 Vigano 和 Piazza(2020)的语义概念特征空间中，也存在单个语义概念和语义概念类别之间的层级关系，结果发现海马体的距离编码仅存在于语义概念类别之间，而非单个语义概念之间。海马体如何参与表征不同层级的概念还有待进一步探讨。

此外，有研究者提出了一种预测性认知地图的假设，认为位置细胞除了可以表征生物体当前的位置，还可以表征未来可能到达的位置及其似然分布(de Cothi et al., 2022; Stachenfeld et al., 2017)。Stoewer 等(2023)采用“后继表征(successor representation)”算法，在多维语义概念空间中成功模拟了位置细胞的这种放电模式。该结果表明，概念空间可能是以预测性认知地图的方式来映射的。

1.3.2 特殊概念空间

特殊概念空间主要指奖赏空间，即将“奖赏”概念捆绑到物理或抽象空间背景中所形成的认知空间。奖赏是一种抽象的认知信息，是对具有奖赏价值事物的抽象和概括。生物体需要像理解概念一样来理解奖赏的内涵，以对加入物理或抽象空间中的奖赏做出反应。研究表明动物在物理或抽象空间中获得奖赏会使其海马体中的位置细胞和网格细胞表现出对奖赏及其所处环境的独特表征(Baraduc et al., 2019; Butler et al., 2019; Hok et al., 2007; Poucet & Hok, 2017)。因此可以将奖赏空间视为一种特殊的概念空间。

研究发现，位置细胞会在老鼠获得奖赏的位置增加放电(Poucet & Hok, 2017)，位置域向奖赏位置聚集(Hok et al., 2007)。而在奖赏的位置发生改变后，猕猴海马中有的位置细胞依然会对该奖赏放电，这些细胞被称之为图式细胞(schema cells)(Baraduc et al., 2019; Wirth et al., 2017)。图式细胞提供了关于任务结构的高水平概念知识。在人类海马体中，也存在与图式细胞功能类似的“概念细胞”(Quiroga, 2012; Quiroga et al., 2005)，这些细胞选择性地编码了明星人物不同视角的照片。由于“概念细胞”的存在，人类无需将明星人物置于特定的背景下来识别。除了位置细胞，网格细胞的活动也会受到奖赏的影响。大鼠内嗅皮层中的网格细胞会通过扭曲其正六边形网格发放域(Boccara et al., 2019)或将网格间距进行缩放(Butler et al., 2019)来对加入物理空间的奖赏进行响应。

然而，Quiroga (2019)指出，不同物种对空间中奖赏的反应是不同的。大鼠倾向于对与环境捆绑的奖赏进行反应，是一种“AND”的联合表征(在特定环境下对奖赏进行响应)；人类拥有概念细胞，因而展现出不依赖环境，更抽象的“OR”表征(可以在一种或另一种环境下对奖赏进行不变的响应)；而猴子则采用混合（AND/OR）表征(Quiroga, 2019)。人类能对奖赏和环境进行分离表征使之能够将奖赏与不同的环境捆绑，在环境发生变化时进行快速的学习并将知识进行泛化。

从更广泛的意义上看，位置细胞和网格细胞对奖赏进行响应，可以视为编码了认知空间中的一个概念。因而“概念细胞”和位置细胞实际上具有相同的映射功能，分别对特定的人物和精确的位置做出反应(Quiroga, 2012; Quiroga et al., 2005)。最近一项研究发现，猕猴可以构建三维“奖赏空间”(Knudsen & Wallis, 2021)。研究者让猕猴观看三张图片，并不断改变它们的奖赏价值，结果发现海马中存在“价值位置细胞”，这些细胞编码了三维“奖赏空间”(每个维度由一张图片的奖赏价值标定)中的不同位置(图 3)，而当三张图片发生变化时(感官刺激变化背景结构不变)，“价值位置细胞”能够进行重映射(remapping)(Knudsen & Wallis,

2021)。综上可见，“奖赏空间”本质上是在物理或抽象空间背景中捆绑了“奖赏”概念，是一种特殊的概念空间。

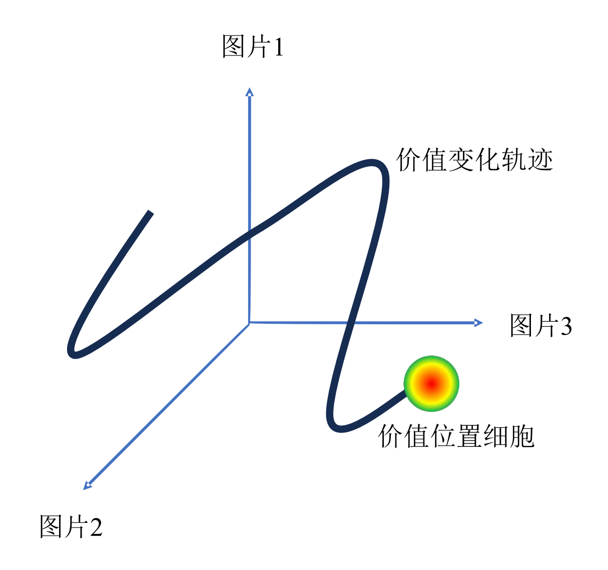


图 3 奖赏空间映射。在 Knudsen & Wallis(2021)的研究中，猕猴观看屏幕上三张可能具有不同奖赏价值的图片，并在大脑中构建了三维奖赏空间。黑色轨迹表示三张图片的奖赏价值不断变化而在奖赏空间中形成的价值变化轨迹，彩色圆点代表放电的海马神经元。图片改编自 Knudsen & Wallis(2021)。

1.4 社会空间映射

社交是人类生活中的重要活动，已有研究发现大脑能够映射“社会空间”，将他人捆绑到社会空间背景中以支持社会推理和决策(Behrens et al., 2018; Schafer & Schiller, 2018)。作出合理的社会推理和决策对个体的生存和发展具有重要意义，因而社会空间背景往往与社会环境以及人的典型社会属性如声望、权力、亲密等关联。

研究者在蝙蝠(Omer et al., 2018)和大鼠(Danjo et al., 2018)的海马中发现了能够编码物理空间中同类动物位置的“社会位置细胞”，并且这些细胞与编码其自身位置的位置细胞是部分重叠的。以人类为被试的研究进一步探讨了海马体及相关脑区如何将他人捆绑到抽象的社会空间背景中。Tavares 等(2015)设计了一个虚拟的社会互动游戏，被试在游戏中与不同的角色进行交互。结果发现，被试能够将他人以自我中心的方式表征到一个由权力和亲密构成的二维社会空间中(图 4a)。左侧海马追踪了每一次交互个体与他人形成的向量角度，后扣带回则追踪了个体与他人形成的向量距离。向量角度和距离结合代表了被试在自己的社会空间中动态追踪与他人社会互动的结果。该研究还发现被试海马的神经活动与其社交能力存在相关，体现了社会空间独特的社会属性。这一研究得到了 Zhang 等(2022)的重复验证。此外，其它研究同样证明了海马体及相关脑区参与了社会空间的构建。Park 等(2020)让被试分别学习了

两组虚拟人物在声望和能力两个维度上的等级差异。结果发现，海马、内嗅皮层和内侧前额叶等的神经活动反映了虚拟人物在由声望和能力所构建的二维特征空间中的欧氏距离，表明两组虚拟人物被整合并表征到一个统一的空间中。Park 等(2021)除了验证海马及相关脑区对虚拟人物之间距离的编码，还发现被试在进行人物推理时，其内嗅皮层、内侧前额叶、眶额皮层、颞上沟、颞顶联合区等区域出现了六重旋转对称性 BOLD 信号(图 4b-c)，表明网格细胞参与了社会空间的组织和映射。

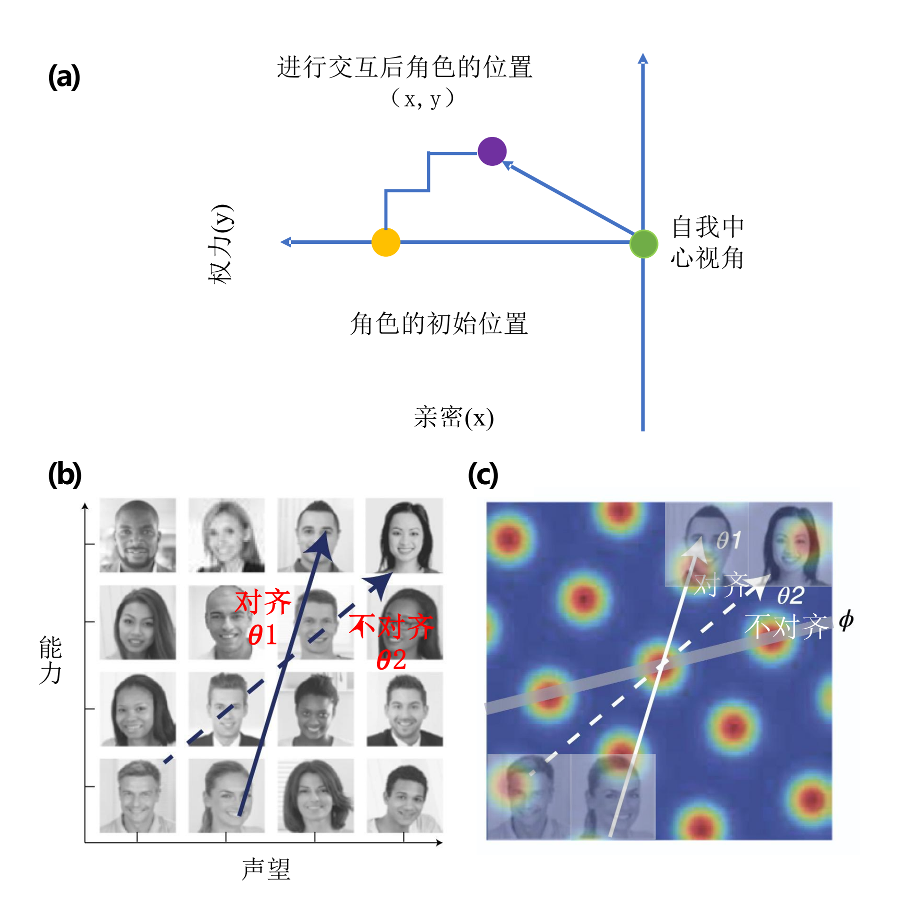


图 4 社会空间映射。(a) Tavares 等(2015)的 “社会空间”示意图。本例展示了一个角色在四次社会互动过程中相对于被试的移动轨迹。图片改编自 Tavares 等(2015)。 (b-c)Park 等(2021)发现，被试在完成社会推理任务时，会在假定的社会空间中形成方向向量(轨迹θ)，并在大脑引发六重旋转对称性 BOLD 信号。θ 1 和θ 2 分别对应对齐和不对齐网格方向的推理轨迹。图片改编自 Park 等(2021)。

2. 认知空间映射的神经机制

上述关于动物的研究聚焦于海马体位置细胞和网格细胞的活动，人类的研究则发现海马体出现了类似位置细胞和网格细胞活动的神经信号，表明海马体是认知空间映射的关键结构。此外，感觉皮层、内侧前额叶、眶额皮层、扣带回等脑区与海马存在相似的神经活动和功能耦合，表明认知空间映射并非海马体单独完成，可能还涉及海马体同多个脑区在网络水平上

的协同。对相关研究的梳理详见表 1。

2.1 海马体支持认知空间映射的神经机制

海马体支持认知空间映射可能存在以下三种机制：

第一，海马体对认知空间的潜在结构进行了抽象和概括。不同认知空间可以被抽象出不同的潜在结构，可以是具有不同维度的空间结构，如一维(Aronov et al., 2017)、二维(Bao et al., 2019; Deuker et al., 2016; Park et al., 2021; Park et al., 2020; Tavares et al., 2015)，甚至是多维(Knudsen & Wallis, 2021)结构；也可以是包含不同信息精度的欧氏空间(Park et al., 2021; Park et al., 2020)和拓扑图(Theves et al., 2021)结构；还可以是层级(Morton et al., 2020; Theves et al., 2021)结构。这些结构可以在同一空间中体现，其本质是将复杂知识组织成抽象的关系结构(Peer et al., 2021)。例如，层级概念和家谱图虽然分属概念空间和社会空间，但本质上都是抽象的层级结构。生成不同结构的认知空间地图可能源于功能需求差异，体现了认知空间地图灵活性和选择性的特征(吴文雅, 王亮, 2023)。最近两项关于啮齿动物的研究再次印证了海马体能够编码经过计算而形成的潜在结构(Nieh et al., 2021; Sun et al., 2020)。Sun 等(2020)让小鼠在迷宫中跑圈，每跑 4 圈才能获得奖励，结果发现海马 CA1 的部分细胞编码了迷宫的位置，部分细胞编码了圈数。表明海马神经元能够编码离散事件的序列，并维持空间和非空间的复杂结构表征。认知地图对结构信息的抽象和概括可能与海马的主要信息输入区域——内侧内嗅皮层有关，其中的网格细胞聚集成模块，在不同的环境中保持了稳定的空间相位结构，即同一模块内的网格细胞在一个环境中是相邻的，在另一个环境中也是相邻的(Fyhn et al., 2007; Whittington et al., 2022)。然而，已有研究缺乏对潜在结构中信息的精度和层级的探讨。人类 fMRI 研究往往采用“距离”编码代表认知空间中位置间的关系，但“距离”编码无法说明该距离是欧氏距离还是拓扑连接，更无法体现信息的精度。此外，在层级结构的认知空间中，不同层级的信息如何被表征也仍需解答。

第二，海马体支持分布式位置地图的生成，对事物之间的关系进行表征。海马中的位置细胞对单个位置放电，覆盖整个“空间”，从而形成不同认知空间的位置地图。内嗅皮层中的网格细胞对多个位置放电，不同方向的网格细胞互相叠加，从而为空间提供精确的坐标(Hafting et al., 2005)，使不同位置之间的矢量关系和距离可以被计算出来(Bush et al., 2015)。有研究发现分布式位置地图可以在高度抽象的潜在空间中体现。Nieh 等(2021)让小鼠在 T 型迷宫中完成累积塔任务(Accumulating towers task)，即小鼠在奔跑的过程中需要注意迷宫两侧出现的塔，奖赏会出现在塔较多的一侧，小鼠需要经过计算才能确定奖赏出现在哪侧。右侧塔的数量减去左侧塔的数量被称之为“证据”。结果发现，海马中存在编码“证据”和物

理空间共同构成的二维“证据空间”中不同“位置”的位置细胞(Nieh et al., 2021)。

人类 fMRI 研究主要通过海马体对事物(或事物代表的位置)之间的距离和方向编码验证分布式位置地图的生成。具体而言，距离编码是指对认知空间中两个事物之间接近程度的编码，而方向编码是指对认知空间中两个事物相连所形成的方向向量的编码。根据分布式位置地图的特点，认知空间中的某一位置会被某个或某些位置细胞编码，当两个位置比较接近时，编码两个位置的位置细胞集群的位置域存在更多的重合，导致接近的位置引发更为相似的神经活动(Bellmund et al., 2018; Gärdenfors, 2000)，视为距离编码。从一个位置向另一个位置“移动”会形成两个位置相连的方向向量，如果这个方向向量与网格细胞的网格方向对齐，与不对齐相比，会引发更大的神经活动，从而出现六重旋转对称性 BOLD 信号，可以视为方向编码。值得注意的是，微观神经元构建的分布式位置地图与宏观脑区 BOLD 信号呈现出的距离和方向编码之间的关联是间接的，微观神经元如何协同工作以支持宏观脑区的功能有待进一步探讨。

第三，海马体将信息与背景结构捆绑。这一现象遵循结构泛化的原理，符合海马重映射的规律。具体而言，在感知空间中，海马体将感知觉刺激与感知空间背景捆绑；在情景记忆空间中将事件与时空背景捆绑；在一般概念空间中，将抽象概念与概念空间背景捆绑；在奖赏空间中将奖赏与物理或抽象空间背景捆绑；在社会空间中，将他人与社会空间背景捆绑。海马体将信息和背景进行捆绑符合结构泛化的原理(Mark et al., 2020; Whittington et al., 2018; Whittington et al., 2020)。Whittington 等(2018)正是根据这一原理，提出认知地图可以分解为感官刺激和潜在结构两个因子，不同的感官刺激和潜在结构进行重新组合能形成不同的认知地图。无论感官刺激如何变化，只要掌握其背后的关系结构，就能进行灵活的判断和推理(图 6)。该机制一方面通过内侧内嗅皮层的网格细胞将关系结构信息传递给海马，另一方面由外侧内嗅皮层将感官刺激传递给海马，海马整合两个信息流，将特定的感官信息嵌入潜在结构中，并由位置细胞对认知空间中的“位置”进行表征。内嗅皮层中确实存在分别传递空间和物体信息的两条信息流(Manns & Eichenbaum, 2006)，而整合信息的海马细胞只在特定的物体对应特定的位置时进行放电，这类联合信号编码了“什么在哪里发生(What happen Where)”(Komorowski et al., 2009)。而这种信息传递的环路可能同样适用于将特定信息捆绑到特定的认知空间背景中。感官刺激和潜在结构的联合表征也符合海马重映射的规律(Colgin et al., 2008)，即网格细胞不容易受到感官刺激的影响，可以提供结构信息，而位置细胞因感官刺激的改变而改变放电的位置，使不同的感官刺激可以在同一个关系结构中被表征(Whittington et al., 2022)。“时间细胞”(MacDonald et al., 2011)和“价值位置细胞”(Knudsen

& Wallis, 2021)能够进行重映射支持了上述构想。研究者还根据结构泛化原理训练了一个机器学习模型 TEM(The Tolman-Eichenbaum Machine)，结果发现 TEM 所模拟的海马和内嗅皮层确实表现出位置细胞和网格细胞等多种空间细胞的属性(Sanders et al., 2020; Whittington et al., 2020)。

2.2 海马体与其它脑区的协同

认知空间映射并非由海马体单独完成，还涉及海马体与感觉皮层(Bao et al., 2019; Poo et al., 2022)、海马体与内侧前额叶皮层(Constantinescu et al., 2016; Mack et al., 2020; Park et al., 2021)，以及海马体与眶额皮层(Park et al., 2021; Park et al., 2020; Vigano & Piazza, 2020)等脑区的协同。

第一，海马体整合来自感觉皮层的信息。在动物研究中，Poo 等(2022)发现老鼠后梨状皮层(posterior piriform cortex, PPC)中的神经元除了能分辨气味，还可以编码空间信息，帮助大脑形成一幅气味-位置关联的地图，并且 PPC 存在与海马的功能耦合。人类 fMRI 研究则发现前梨状皮层在气味导航期间出现了对齐内嗅皮层网格细胞方向的六重旋转对称性 BOLD 信号(Bao et al., 2019)。这些研究表明海马可能接收了来自感觉皮层的信息并进行整合，以完成认知空间地图的构建。

第二，海马体与内侧前额叶的信息交互支持高效灵活的认知空间映射。内侧前额叶接收来自海马体关于任务背景信息的输入，并根据当前背景对认知信息进行抽象和概括，然后反过来塑造海马表征。有研究发现海马能够选择与行为关联的维度来映射概念空间(Morton & Preston, 2021; Theves et al., 2020)，这可能与内侧前额叶有关。还有研究发现，内侧前额叶在概念学习中能够执行目标导向的信息过滤和降维，并且在该过程中与海马存在功能耦合(Mack et al., 2020)，表明内侧前额叶向海马传递信息，并帮助其形成与任务目标关联的概念空间表征。此外，海马和内侧前额叶的互相连接和功能耦合在关系加工和记忆整合中发挥作用，支持将经验进行抽象、概括和整理，以形成记忆空间(Kumaran et al., 2009; Schlichting et al., 2015; Zeithamova et al., 2012)。

第三，海马体与眶额皮层的功能协同塑造不同层面的信息表征。海马体和眶额皮层描述了认知空间不同层面的信息，前者涉及抽象知识的关系表征，后者则涉及“状态空间”的表征和价值评估(Niv, 2019; Schuck et al., 2016; Stalnaker et al., 2015; Wikenheiser & Schoenbaum, 2016)，当任务同时需要这些信息时，它们共同激活并表现出相似的神经活动。Wikenheiser 和 Schoenbaum(2016)指出，眶额皮层的信息输入使具有位置选择性的海马体神经元受到额外信息的调节，从而产生对奖赏、目标和动机等因素敏感的表征。相反，海马体向眶额皮层

传递关系信息，使其结果预期与某种特定的抽象关系联结。Wikenheiser 等(2017)发现，抑制海马的信息输出会损害眶额皮层对任务结构的编码。

然而，相关研究指出，网格细胞可能存在于整个新皮层，高级认知任务则是通过基于位置的框架来进行学习和表征的(Hawkins et al., 2018)。而海马体中网格细胞的编码是灵活的，应该将其视为大脑神经活动模式集合体中的一部分来理解(Ekstrom et al., 2020)。未来研究应该进一步探讨海马体在更大的网络水平上如何与内侧前额叶、眶额皮层以及其它脑区协同。

表 1 认知空间映射的文献梳理

空间类型	参考文献	研究对象	海马体			其它脑区的参与
			潜在结构	编码方式	信息和空间背景	
感知空间	Killian et al., 2012	猴子	二维结构	分布式位置地图	视觉刺激+视觉空间背景	
信息抽象程度低	Julian et al., 2018	人类	二维结构	方向编码	视觉刺激+视觉空间背景	
信息内容：感官刺激	Aronov et al., 2017	老鼠	一维结构	分布式位置地图	听觉刺激+听觉空间背景	
空间背景：由感知觉的基本属性	Radvansky & Dombeck, 2018	老鼠	二维结构	分布式位置地图	嗅觉刺激+嗅觉空间背景	
(如声音频率)定义	Bao et al., 2019	人类	二维结构	方向编码	嗅觉刺激+嗅觉空间背景	梨状皮层、腹内侧前额叶
情景记忆空间	Kraus et al., 2013	老鼠	二维结构	分布式位置地图	事件+特征空间(时空)背景	
信息抽象程度高	Kraus et al., 2015	老鼠	二维结构	分布式位置地图	事件+特征空间(时空)背景	
信息内容：具有时空特性的事件	Deuker et al., 2016	人类	二维结构	距离编码	事件+特征空间(时空)背景	
空间背景：时空背景	Nielson et al., 2015	人类	二维结构	距离编码	事件+特征空间(时空)背景	
概念空间	Constantinescu et al., 2016	人类	二维结构	方向编码	概念+特征(鸟类概念)空间背景	眶额皮层、内侧前额叶、后扣带回、颞顶联合区
信息抽象程度高						
信息内容：抽象概念，主要为人工	Theves et al., 2020	人类	二维欧氏空间结构	距离编码	概念+特征空间背景	
概念；“奖赏”概念	Theves et al., 2019	人类	二维欧氏空间结构	距离编码	概念+特征空间背景	
空间背景：根据概念的特点、任务	Vigano & Piazza, 2020	人类	二维结构	距离和方向编码	概念+特征(语义概念)空间背景	眶额皮层、内侧前额叶
要求而变化	Theves et al., 2021	人类	二维层级拓扑图结构	距离编码	概念+层级(概念)空间背景	喙外侧前额叶
	Boccara et al., 2019	老鼠	二维结构	分布式位置地图	奖赏+物理空间背景	
	Butler et al., 2019	老鼠	二维结构	分布式位置地图	奖赏+物理空间背景	
	Knudsen & Wallis, 2021	老鼠	三维结构	分布式位置地图	奖赏+特征(奖赏)空间背景	
社会空间	Omer et al., 2018	蝙蝠	二维结构	分布式位置地图	同类动物+物理空间背景	
信息抽象程度高	Danjo et al., 2018	老鼠	二维结构	分布式位置地图	同类动物+物理空间背景	
信息内容：社会情境中的他人	Tavares et al., 2015	人类	二维欧氏空间结构	距离和方向编码	他人+特征空间背景	后扣带回
空间背景：与社会环境和人的社会	Zhang et al., 2022	人类	二维欧氏空间结构	距离和方向编码	他人+特征空间背景	
属性如声望、权力、亲密等关联	Park et al., 2020	人类	二维欧氏空间结构	距离编码	他人+特征空间背景	腹内侧前额叶、内侧眶额皮层
	Park et al., 2021	人类	二维欧氏空间结构	距离和方向编码	他人+特征空间背景	内侧前额叶、眶额皮层、颞上沟、颞顶联合区

3. 研究展望

上述对相关研究的梳理试图揭示认知空间映射的神经机制，也发现了一些问题和局限，例如，位置细胞和网格细胞可能存在其它的神经计算和编码方式，认知空间无法体现信息的精度和层级，以及认知空间映射微观和宏观层面的研究之间无法接续等，未来的研究可以围绕以下几个方面开展。

3.1 预测性认知空间地图

认知地图最突出的功能是帮助个体进行灵活的导航和决策(Whittington et al., 2022; Zhang et al., 2021)。从认知空间映射的相关研究可见，海马体的神经活动、空间表征以及个体进行决策的导航行为之间存在高度关联(Boorman et al., 2021; Constantinescu et al., 2016; Morton et al., 2020; Park et al., 2021)。这也导致了一种假设，即网格细胞的度量属性、空间的度量表征和具有度量属性的导航行为之间严格对应，可以进行相互推论，但这种假设可能既不必要也不灵活(Ekstrom et al., 2020)。预测性认知地图假设可能可以解决这一问题。“后继表征”(Dayan, 1993)是该假设的典型代表和计算模型，该模型认为认知地图的功能是基于当前状态预测未来的有价值状态，并指出海马主要通过编码后续可能达到的位置及似然分布，构建所处环境的预测性地图，且能较好地预测加入奖赏后位置细胞在奖赏附近的不均匀分布(de Cothi et al., 2022; Stachenfeld et al., 2017)。该理论提供了一种关于神经活动和行为关联的新思路，使研究者能够跳出网格编码、空间表征和导航行为三者严格对应的假设(Ekstrom et al., 2020)。后继表征在一些非空间任务(Garvert et al., 2017; Stoewer et al., 2022)和语义概念空间(Stoewer et al., 2023)中得到了初步探讨，未来的研究应该考虑这种神经编码机制在认知空间映射中应用的可能性和合理性，以及探讨认知空间映射常见的计算和编码方案如何与后继表征等模型进行竞争与合作。

3.2 海马体对不同精度和层级信息的表征

海马体在细胞层面上具有一个突出的特点：存在不同尺度的位置细胞和网格细胞。具体表现为，位置细胞的位置域沿着啮齿动物海马的背腹轴增大(Brunec et al., 2018)，网格细胞的发放域和间距沿啮齿动物内嗅皮层的背腹轴增大(Stensola et al., 2012)。物理空间的研究发现海马的前部表征欧氏距离，后部表征路径距离(Howard et al., 2014)。Farzanfar(2023)也指出空间概要由海马前部表征，细节信息由后部表征。海马体细胞层面的这一特点可能为认知空间提供不同精度和层级信息的表征(Strange et al., 2014)，例如将法拉利识别为车辆，或者识别为更具体的类别赛车，使个体能够灵活地使用不同类型的信息。Vigano 和 Piazza(2020)

尝试检验人类海马体对概念空间中不同层级信息的表征，但并未发现相关证据，这可能与fMRI 信号精度以及仅对海马整体进行分析有关。因此，未来可以通过设计针对不同认知空间的研究范式、提高 fMRI 信号精度，以及深入探讨海马轴的梯度拓扑规律等方式来对海马体的信息表征这一问题展开探索。

3.3 开展认知空间映射微观和介观层面的研究

目前，认知空间映射微观和介观层面的研究还较少，未来开展该领域的研究，能够帮助研究者深入了解认知空间映射的内在机制。当前大量研究主要集中于动物单个神经元的微观研究(Killian et al., 2012; Kraus et al., 2015)和人类 fMRI 脑网络的宏观研究(Bao et al., 2019; Julian et al., 2018)，而人类单个神经元的微观研究多以患者为研究对象(Reddy et al., 2021; Umbach et al., 2020)。动物和人类的大脑进化程度存在差异，不能进行简单的类比，动物单个神经元的研究不能代替人类神经元层面的微观研究。同样，患者的研究结论推广到正常人身上也需谨慎。此外，已有研究缺乏对介于单个神经元的微观层面和 fMRI 脑网络的宏观层面之间的介观层面的关注。值得注意的是，单个神经元层面和脑网络层面的研究并非割裂开来，微观层面的分布式位置地图和宏观层面的距离和方向编码需要通过介观层面探讨神经元之间的连接和协同来架起桥梁(Kunz et al., 2019)。未来研究应该更多地关注正常人类的认知空间映射过程，还应尝试借助细胞记录、颅内脑电记录以及脑磁图等技术探索不同类型认知空间映射过程中人类大脑空间细胞的活动及其引发的神经振荡，探明神经元群体的活动规律，这将能够填补人类认知空间映射微观和介观层面研究的空缺。

3.4 物理空间和认知空间映射的类比

受到物理空间映射的启发，认知空间映射的研究正在逐步深入。已有研究发现物理空间和认知空间映射依赖相同的空间细胞，所激活的脑区也是重叠的，包括海马体、内侧前额叶、眶额皮层等(张家鑫 等, 2019; Constantinescu et al., 2016; Doeller et al., 2010)，因此，物理空间和认知空间映射可能采用了相同的神经架构。然而，物理空间映射和认知空间映射是否能够进行类比，尚有许多问题需要纳入考量。例如，地标、边界、环境几何等特征如何在认知空间中体现(Epstein et al., 2017)，概念空间和社会空间中位置细胞是否会发生重映射(Schafer & Schiller, 2018)，以及如何将位置、时间、奖赏和社会等信息进行整合表征为一个“生活空间”(Schafer & Schiller, 2018)。此外，空间细胞在物理空间和认知空间中的相同活动可能发挥了不同的功能。例如，在不规则的物理环境中，网格细胞的网格场会发生扭曲，导致个体更不容易记住目标的位置和迷路(Bellmund et al., 2020)。而在奖赏空间中，网格细胞网格场的扭曲是为了更好的对奖赏和目标进行响应(Boccara et al., 2019)。未来研究应该对认知空间

和物理空间映射进行全方位的类比，明确二者的共同机制和特异性机制，构建认知地图的整体研究框架。

4. 结语

认知地图是物理空间的表征，更是基于经验构建的内部世界模型。它如同一张隐形的导航图，为生物体的灵活行为和决策提供支持。探讨认知地图的构建及其内在机制能够加深关于生物体如何理解和适应周围环境的认识。已有研究以老鼠、猴子、蝙蝠和人类等不同物种为研究对象，从细胞和脑区等不同的研究层面，对感知、记忆、概念和社会等不同信息构建为认知空间地图展开探索。所获得的发现相互支撑和佐证，验证了托尔曼关于跨领域认知地图的构想。从机制上看，海马体中位置细胞和网格细胞的活动，以及海马体与多个脑区的协同，为认知空间映射提供了支持。然而，认知空间映射的研究还有待进一步深入，位置细胞和网格细胞的神经计算方式，海马体对不同精度和层级信息的表征，以及对微观和介观层面神经活动的探索将是未来的研究方向，并且只有深刻洞察认知空间映射的内在机制，再结合物理空间映射的运作原理，方能绘制认知地图研究的整体图景。

参考文献

吴文雅，王亮. (2023). 认知地图及其内在机制. *心理科学进展*, *31*(10), 1856–1872. https://doi.org/10.3724/SP.J.1042.2023.001856

张家鑫，海拉干，李会杰. (2019). 空间导航的测量及其在认知老化中的应用. *心理科学进展*, *27*(12), 2019–2033. https://doi.org/10.3724/sp.J.1042.2019.02019

Aronov, D., Nevers, R., & Tank, D. W. (2017). Mapping of a non-spatial dimension by the hippocampal-entorhinal circuit. *Nature*, *543*(7647), 719−722. https://doi.org/10.1038/nature21692

Bao, X., Gjorgieva, E., Shanahan, L. K., Howard, J. D., Kahnt, T., & Gottfried, J. A. (2019). Grid-like neural representations support olfactory navigation of a two-dimensional odor space. *Neuron*, *102*(5), 1066−1075 e1065. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.03.034

Baraduc, P., Duhamel, J. R., & Wirth, S. (2019). Schema cells in the macaque hippocampus. *Science*, *363*(6427), 635−639. https://doi.org/10.1126/science.aav5404

Behrens, T. E. J., Muller, T. H., Whittington, J. C. R., Mark, S., Baram, A. B., Stachenfeld, K. L., & Kurth-Nelson, Z. (2018). What is a cognitive map? Organizing knowledge for flexible behavior. *Neuron*, *100*(2), 490−509. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2018.10.002

Bellmund, J. L. S., de Cothi, W., Ruiter, T. A., Nau, M., Barry, C., & Doeller, C. F. (2020). Deforming

the metric of cognitive maps distorts memory. *Nature Human Behaviour*, *4*(2), 177–188. https://doi.org/10.1038/s41562-019-0767-3

Bellmund, J. L. S., Gardenfors, P., Moser, E. I., & Doeller, C. F. (2018). Navigating cognition: Spatial codes for human thinking. *Science*, *362*(6415), eaat6766. https://doi.org/10.1126/science.aat6766

Boccara, C. N., Nardin, M., Stella, F., O'Neill, J., & Csicsvari, J. (2019). The entorhinal cognitive map is attracted to goals. *Science*, *363*(6434), 1443–1447 https://doi.org/10.1126/science.aav4837

Boorman, E. D., Sweigart, S. C., & Park, S. A. (2021). Cognitive maps and novel inferences: A flexibility hierarchy. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *38*, 141–149. https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2021.02.017

Brunec, I. K., Bellana, B., Ozubko, J. D., Man, V., Robin, J., Liu, Z. X., Grady, C., Rosenbaum, R. S., Winocur, G., Barense, M. D., & Moscovitch, M. (2018). Multiple scales of representation along the hippocampal anteroposterior axis in humans. *Current Biology*, *28*(13), 2129–2135 e2126. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.05.016

Bush, D., Barry, C., Manson, D., & Burgess, N. (2015). Using grid cells for navigation. *Neuron*, *87*(3), 507–520. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.07.006

Butler, W. N., Hardcastle, K., & Giocomo, L. M. (2019). Remembered reward locations restructure entorhinal spatial maps. *Science*, *363*(6434), 1447–1452. https://doi.org/10.1126/science.aav5297

Buzsaki, G., & Tingley, D. (2018). Space and time: The hippocampus as a sequence generator. *Trends in Cognitive Sciences*, *22*(10), 853–869. https://doi.org/10.1016/j.tics.2018.07.006

Cohen, N. J., & Eichenbaum, H. (1993). *Memory, Amnesia, and the Hippocampal System*. MIT Press.

Colgin, L. L., Moser, E. I., & Moser, M. B. (2008). Understanding memory through hippocampal remapping. *Trends in Neurosciences*, *31*(9), 469–477. https://doi.org/10.1016/j.tins.2008.06.008

Constantinescu, A. O., O'Reilly, J. X., & Behrens, T. E. J. (2016). Organizing conceptual knowledge in humans with a gridlike code. *Science*, *352*(6292), 1464–1468. https://doi.org/10.1126/science.aaf0941

Danjo, T., Toyoizumi, T., & Fujisawa, S. (2018). Spatial representations of self and other in the hippocampus. *Science*, *359*(6372), 213–218. https://doi.org/10.1126/science.aao3898

Dayan, P. (1993). Improving generalization for temporal difference learning - The successor representation. *Neural Computation*, *5*(4), 613–624. https://doi.org/10.1162/neco.1993.5.4.613

de Cothi, W., Nyberg, N., Griesbauer, E. M., Ghaname, C., Zisch, F., Lefort, J. M., Fletcher, L., Newton, C., Renaudineau, S., Bendor, D., Grieves, R., Duvelle, E., Barry, C., & Spiers, H. J. (2022). Predictive maps in rats and humans for spatial navigation. *Current Biology*, *32*(17), 3676–3689 e3675. https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.06.090

Deuker, L., Bellmund, J. L., Navarro Schroder, T., & Doeller, C. F. (2016). An event map of memory space in the hippocampus. *Elife*, *5*, e16534. https://doi.org/10.7554/eLife.16534

Doeller, C. F., Barry, C., & Burgess, N. (2010). Evidence for grid cells in a human memory network. *Nature*, *463*(7281), 657–661. https://doi.org/10.1038/nature08704

Duvernoy, H. M. (2005). *The human hippocampus : Functional anatomy, vascularization, and serial sections with MRI* (3rd ed.). Springer.

Eichenbaum, H. (2004). Hippocampus: Cognitive processes and neural representations that underlie declarative memory. *Neuron*, *44*(1), 109–120. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2004.08.028

Eichenbaum, H. (2014). Time cells in the hippocampus: A new dimension for mapping memories. *Nature Reviews Neuroscience*, *15*(11), 732–744. https://doi.org/10.1038/nrn3827

Eichenbaum, H., Dudchenko, P., Wood, E., Shapiro, M., & Tanila, H. (1999). The hippocampus, memory, and place cells: Is it spatial memory or a memory space? *Neuron*, *23*(2), 209–226. https://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)80773-4

Ekstrom, A. D., Harootonian, S. K., & Huffman, D. J. (2020). Grid coding, spatial representation, and navigation: Should we assume an isomorphism? *Hippocampus*, *30*(4), 422–432. https://doi.org/10.1002/hipo.23175

Ekstrom, A. D., & Yonelinas, A. P. (2020). Precision, binding, and the hippocampus: Precisely what are we talking about? *Neuropsychologia*, *138*, 107341. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2020.107341

Epstein, R. A., Patai, E. Z., Julian, J. B., & Spiers, H. J. (2017). The cognitive map in humans: Spatial navigation and beyond. *Nature Neuroscience*, *20*(11), 1504–1513. https://doi.org/10.1038/nn.4656

Farzanfar, D., Spiers, H. J., Moscovitch, M., & Rosenbaum, R. S. (2023). From cognitive maps to spatial schemas. *Nature Reviews Neuroscience*, *24*(2), 63–79. https://doi.org/10.1038/s41583-022-00655-9

Fyhn, M., Hafting, T., Treves, A., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2007). Hippocampal remapping and grid realignment in entorhinal cortex. *Nature*, *446*(7132), 190–194. https://doi.org/10.1038/nature05601

Gärdenfors, P. (2000). *Conceptual spaces: The geometry of thought*. MIT Press.

Garvert, M. M., Dolan, R. J., & Behrens, T. E. (2017). A map of abstract relational knowledge in the human hippocampal-entorhinal cortex. *Elife*, *6*, e17086. https://doi.org/10.7554/eLife.17086

Gauthier, B., & van Wassenhove, V. (2016). Time is not space: Core computations and domain-specific networks for mental travels. *The Journal of Neuroscience*, *36*(47), 11891–11903. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1400-16.2016

Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2005). Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*, *436*(7052), 801–806. https://doi.org/10.1038/nature03721

Hawkins, J., Lewis, M., Klukas, M., Purdy, S., & Ahmad, S. (2018). A framework for intelligence and cortical function based on grid cells in the neocortex. *Frontiers in Neural Circuits*, *12*, 121. https://doi.org/10.3389/fncir.2018.00121

Hok, V., Lenck-Santini, P. P., Roux, S., Save, E., Muller, R. U., & Poucet, B. (2007). Goal-related activity in hippocampal place cells. *The Journal of Neuroscience*, *27*(3), 472–482. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2864-06.2007

Howard, L. R., Javadi, A. H., Yu, Y., Mill, R. D., Morrison, L. C., Knight, R., Loftus, M. M., Staskute, L., & Spiers, H. J. (2014). The hippocampus and entorhinal cortex encode the path and Euclidean distances to goals during navigation. *Current Biology*, *24*(12), 1331–1340. https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.05.001

Hsieh, L. T., Gruber, M. J., Jenkins, L. J., & Ranganath, C. (2014). Hippocampal activity patterns carry information about objects in temporal context. *Neuron*, *81*(5), 1165–1178. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.01.015

Julian, J. B., Keinath, A. T., Frazzetta, G., & Epstein, R. A. (2018). Human entorhinal cortex represents visual space using a boundary-anchored grid. *Nature Neuroscience*, *21*(2), 191–194. https://doi.org/10.1038/s41593-017-0049-1

Killian, N. J., Jutras, M. J., & Buffalo, E. A. (2012). A map of visual space in the primate entorhinal cortex. *Nature*, *491*(7426), 761−764. https://doi.org/10.1038/nature11587

Knudsen, E. B., & Wallis, J. D. (2021). Hippocampal neurons construct a map of an abstract value space. *Cell*, *184*(18), 4640−4650 e4610. https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.07.010

Komorowski, R. W., Manns, J. R., & Eichenbaum, H. (2009). Robust conjunctive item-place coding by hippocampal neurons parallels learning what happens where. *The Journal of Neuroscience*, *29*(31), 9918−9929. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1378-09.2009

Kraus, B. J., Brandon, M. P., Robinson, R. J., 2nd, Connerney, M. A., Hasselmo, M. E., & Eichenbaum, H. (2015). During running in place, grid cells integrate elapsed time and distance run. *Neuron*, *88*(3), 578−589. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.031

Kraus, B. J., Robinson, R. J., 2nd, White, J. A., Eichenbaum, H., & Hasselmo, M. E. (2013). Hippocampal "time cells": Time versus path integration. *Neuron*, *78*(6), 1090−1101. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.04.015

Kumaran, D., Summerfield, J. J., Hassabis, D., & Maguire, E. A. (2009). Tracking the emergence of conceptual knowledge during human decision making. *Neuron*, *63*(6), 889−901. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.07.030

Kunz, L., Maidenbaum, S., Chen, D., Wang, L., Jacobs, J., & Axmacher, N. (2019). Mesoscopic neural representations in spatial navigation. *Trends in Cognitive Sciences*, *23*(7), 615−630. https://doi.org/10.1016/j.tics.2019.04.011

Lisman, J., Buzsaki, G., Eichenbaum, H., Nadel, L., Ranganath, C., & Redish, A. D. (2017). Viewpoints: How the hippocampus contributes to memory, navigation and cognition. *Nature Neuroscience*, *20*(11), 1434−1447. https://doi.org/10.1038/nn.4661

Long, X., Deng, B., Cai, J., Chen, Z. S., & Zhang, S.-J. (2021). A compact spatial map in V2 visual cortex. *Advance online publication.* https://doi.org/10.1101/2021.02.11.430687

Long, X., & Zhang, S. J. (2021). A novel somatosensory spatial navigation system outside the hippocampal formation. *Cell Research*, *31*(6), 649−663. https://doi.org/10.1038/s41422-020-00448-8

MacDonald, C. J., Lepage, K. Q., Eden, U. T., & Eichenbaum, H. (2011). Hippocampal "time cells" bridge the gap in memory for discontiguous events. *Neuron*, *71*(4), 737−749. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.07.012

Mack, M. L., Preston, A. R., & Love, B. C. (2020). Ventromedial prefrontal cortex compression during concept learning. *Nature communications*, *11*(1), 46. https://doi.org/10.1038/s41467-019-13930-8

Manns, J. R., & Eichenbaum, H. (2006). Evolution of declarative memory. *Hippocampus*, *16*(9), 795−808. https://doi.org/10.1002/hipo.20205

Mark, S., Moran, R., Parr, T., Kennerley, S. W., & Behrens, T. E. J. (2020). Transferring structural knowledge across cognitive maps in humans and models. *Nature communications*, *11*(1), 4783. https://doi.org/10.1038/s41467-020-18254-6

Morton, N. W., & Preston, A. R. (2021). Concept formation as a computational cognitive process. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *38*, 83−89. https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2020.12.005

Morton, N. W., Schlichting, M. L., & Preston, A. R. (2020). Representations of common event structure in medial temporal lobe and frontoparietal cortex support efficient inference. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *117*(47), 29338−29345.

https://doi.org/10.1073/pnas.1912338117

Nieh, E. H., Schottdorf, M., Freeman, N. W., Low, R. J., Lewallen, S., Koay, S. A., Pinto, L., Gauthier, J. L., Brody, C. D., & Tank, D. W. (2021). Geometry of abstract learned knowledge in the hippocampus. *Nature*, *595*(7865), 80−84. https://doi.org/10.1038/s41586-021-03652-7

Nielson, D. M., Smith, T. A., Sreekumar, V., Dennis, S., & Sederberg, P. B. (2015). Human hippocampus represents space and time during retrieval of real-world memories. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(35), 11078−11083. https://doi.org/10.1073/pnas.1507104112

Niv, Y. (2019). Learning task-state representations. *Nature Neuroscience*, *22*(10), 1544−1553. https://doi.org/10.1038/s41593-019-0470-8

O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford University Press.

Omer, D. B., Maimon, S. R., Las, L., & Ulanovsky, N. (2018). Social place-cells in the bat hippocampus. *Science*, *359*(6372), 218−224. https://doi.org/10.1126/science.aao3474

Park, S. A., Miller, D. S., & Boorman, E. D. (2021). Inferences on a multidimensional social hierarchy use a grid-like code. *Nature Neuroscience*, *24*(9), 1292−1301. https://doi.org/10.1038/s41593-021-00916-3

Park, S. A., Miller, D. S., Nili, H., Ranganath, C., & Boorman, E. D. (2020). Map Making: Constructing, combining, and inferring on abstract cognitive maps. *Neuron*, *107*(6), 1226−1238 e1228. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2020.06.030

Pastalkova, E., Itskov, V., Amarasingham, A., & Buzsaki, G. (2008). Internally generated cell assembly sequences in the rat hippocampus. *Science*, *321*(5894), 1322−1327. https://doi.org/10.1126/science.1159775

Peer, M., Brunec, I. K., Newcombe, N. S., & Epstein, R. A. (2021). Structuring knowledge with cognitive maps and cognitive graphs. *Trends in Cognitive Sciences*, *25*(1), 37−54. https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.10.004

Poo, C., Agarwal, G., Bonacchi, N., & Mainen, Z. F. (2022). Spatial maps in piriform cortex during olfactory navigation. *Nature*, *601*(7894), 595−599. https://doi.org/10.1038/s41586-021-04242-3

Poucet, B., & Hok, V. (2017). Remembering goal locations. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *17*, 51−56. https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.06.003

Quiroga, R. Q. (2012). Concept cells: The building blocks of declarative memory functions. *Nature Review Neuroscience*, *13*(8), 587−597. https://doi.org/10.1038/nrn3251

Quiroga, R. Q. (2019). Neural representations across species: Nonspatial cognitive factors modulate the firing of spatially tuned neurons. *Science*, *363*(6434), 1388−1389. https://doi.org/10.1126/science.aaw8829

Quiroga, R. Q., L. Reddy, G. K., Koch, C., & Fried, I. (2005). Invariant visual representation by single neurons in the human brain. *Nature*, *435*(7045), 1102−1107. https://doi.org/10.1038/nature03687

Radvansky, B. A., & Dombeck, D. A. (2018). An olfactory virtual reality system for mice. *Nature communications*, *9*(1), 839. https://doi.org/10.1038/s41467-018-03262-4

Reddy, L., Zoefel, B., Possel, J. K., Peters, J., Dijksterhuis, D. E., Poncet, M., van Straaten, E. C. W., Baayen, J. C., Idema, S., & Self, M. W. (2021). Human hippocampal neurons track moments in a sequence of events. *The Journal of Neuroscience*, *41*(31), 6714−6725. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3157-20.2021

Salz, D. M., Tiganj, Z., Khasnabish, S., Kohley, A., Sheehan, D., Howard, M. W., & Eichenbaum, H. (2016). Time cells in hippocampal area CA3. *The Journal of Neuroscience*, *36*(28), 7476–7484. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0087-16.2016

Sanders, H., Wilson, M., Klukas, M., Sharma, S., & Fiete, I. (2020). Efficient inference in structured spaces. *Cell*, *183*(5), 1147–1148. https://doi.org/10.1016/j.cell.2020.11.008

Schafer, M., & Schiller, D. (2018). Navigating social space. *Neuron*, *100*(2), 476–489. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2018.10.006

Schlichting, M. L., Mumford, J. A., & Preston, A. R. (2015). Learning-related representational changes reveal dissociable integration and separation signatures in the hippocampus and prefrontal cortex. *Nature communications*, *6*(1), 8151. https://doi.org/10.1038/ncomms9151

Schuck, N. W., Cai, M. B., Wilson, R. C., & Niv, Y. (2016). Human orbitofrontal cortex represents a cognitive map of state space. *Neuron*, *91*(6), 1402–1412. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2016.08.019

Stachenfeld, K. L., Botvinick, M. M., & Gershman, S. J. (2017). The hippocampus as a predictive map. *Nature Neuroscience*, *20*(11), 1643–1653. https://doi.org/10.1038/nn.4650

Stalnaker, T. A., Cooch, N. K., & Schoenbaum, G. (2015). What the orbitofrontal cortex does not do. *Nature Neuroscience*, *18*(5), 620–627. https://doi.org/10.1038/nn.3982

Stensola, H., Stensola, T., Solstad, T., Froland, K., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2012). The entorhinal grid map is discretized. *Nature*, *492*(7427), 72–78. https://doi.org/10.1038/nature11649

Stoewer, P., Schilling, A., Maier, A., & Krauss, P. (2023). Neural network based formation of cognitive maps of semantic spaces and the putative emergence of abstract concepts. *Scientific Reports*, *13*(1), 3644. https://doi.org/10.1038/s41598-023-30307-6

Stoewer, P., Schlieker, C., Schilling, A., Metzner, C., Maier, A., & Krauss, P. (2022). Neural network based successor representations to form cognitive maps of space and language. *Scientific Reports*, *12*(1), 11233. https://doi.org/10.1038/s41598-022-14916-1

Strange, B. A., Witter, M. P., Lein, E. S., & Moser, E. I. (2014). Functional organization of the hippocampal longitudinal axis. *Nature Review Neuroscience*, *15*(10), 655–669. https://doi.org/10.1038/nrn3785

Sun, C., Yang, W., Martin, J., & Tonegawa, S. (2020). Hippocampal neurons represent events as transferable units of experience. *Nature Neuroscience*, *23*(5), 651–663. https://doi.org/10.1038/s41593-020-0614-x

Tavares, R. M., Mendelsohn, A., Grossman, Y., Williams, C. H., Shapiro, M., Trope, Y., & Schiller, D. (2015). A map for social navigation in the human brain. *Neuron*, *87*(1), 231–243. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.06.011

Theves, S., Fernandez, G., & Doeller, C. F. (2019). The hippocampus encodes distances in multidimensional feature space. *Current Biology*, *29*(7), 1226–1231 e1223. https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.02.035

Theves, S., Fernandez, G., & Doeller, C. F. (2020). The hippocampus maps concept space, not feature space. *The Journal of Neuroscience*, *40*(38), 7318–7325. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0494-20.2020

Theves, S., Neville, D. A., Fernandez, G., & Doeller, C. F. (2021). Learning and representation of hierarchical concepts in hippocampus and prefrontal cortex. *The Journal of Neuroscience*, *41*(36), 7675–7686. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0657-21.2021

Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, *55*(4), 189–208.

https://doi.org/10.1037/h0061626

Umbach, G., Kantak, P., Jacobs, J., Kahana, M., Pfeiffer, B. E., Sperling, M., & Lega, B. (2020). Time cells in the human hippocampus and entorhinal cortex support episodic memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *117*(45), 28463–28474. https://doi.org/10.1073/pnas.2013250117

Vigano, S., & Piazza, M. (2020). Distance and direction codes underlie navigation of a novel semantic space in the human brain. *The Journal of Neuroscience*, *40*(13), 2727–2736. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1849-19.2020

Whittington, J. C. R., McCaffary, D., Bakermans, J. J. W., & Behrens, T. E. J. (2022). How to build a cognitive map. *Nature Neuroscience* *25*(10), 1257–1272. https://doi.org/10.1038/s41593-022-01153-y

Whittington, J. C. R., Muller, T. H., Barry, C., Mark, S., & Behrens, T. E. J. (2018). *Generalisation of structural knowledge in the hippocampal-entorhinal system* 32nd Conference on Neural Information Processing Systems (NeurIPS 2018), Montré al, Canada.

Whittington, J. C. R., Muller, T. H., Mark, S., Chen, G., Barry, C., Burgess, N., & Behrens, T. E. J. (2020). The Tolman-Eichenbaum machine: Unifying space and relational memory through generalization in the hippocampal formation. *Cell*, *183*(5), 1249–1263 e1223. https://doi.org/10.1016/j.cell.2020.10.024

Wikenheiser, A. M., Marrero-Garcia, Y., & Schoenbaum, G. (2017). Suppression of ventral hippocampal output impairs integrated orbitofrontal encoding of task structure. *Neuron*, *95*(5), 1197–1207 e1193. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.08.003

Wikenheiser, A. M., & Schoenbaum, G. (2016). Over the river, through the woods: Cognitive maps in the hippocampus and orbitofrontal cortex. *Nature Review Neuroscience*, *17*(8), 513–523. https://doi.org/10.1038/nrn.2016.56

Wirth, S., Baraduc, P., Plante, A., Pinede, S., & Duhamel, J. R. (2017). Gaze-informed, task-situated representation of space in primate hippocampus during virtual navigation. *PLoS Biology*, *15*(2), e2001045. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2001045

Zeithamova, D., Dominick, A. L., & Preston, A. R. (2012). Hippocampal and ventral medial prefrontal activation during retrieval-mediated learning supports novel inference. *Neuron*, *75*(1), 168–179. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.05.010

Zhang, J. X., Wang, L., Hou, H. Y., Yue, C. L., Wang, L., & Li, H. J. (2021). Age-related impairment of navigation and strategy in virtual star maze. *BMC Geriatrics*, *21*(1), 108. https://doi.org/10.1186/s12877-021-02034-y

Zhang, L., Chen, P., Schafer, M., Zheng, S., Chen, L., Wang, S., Liang, Q., Qi, Q., Zhang, Y., & Huang, R. (2022). A specific brain network for a social map in the human brain. *Scientific Reports*, *12*(1), 1773. https://doi.org/10.1038/s41598-022-05601-4

Cognitive space mapping and its neural mechanisms

WU Ji[1,2,3], LI Hui-Jie[2,3]

[1] *School of Education Science, Nanning Normal University, Nanning,530001, China;*

[2] *CAS Key Laboratory of Behavioral Science, Institute of Psychology, Beijing 100101, China;*

[3] *Department of Psychology, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*

Abstract: Cognitive map can not only map physical space, but also support cognitive spatial mapping, result in map-like representation across different information domains, including perception space, episodic memory space, conceptual space, and social space. The neural mechanisms underlying cognitive space mapping include hippocampal abstraction and generalization of hidden structures, support for the generation of distributed location maps, bundling stimuli with contextual structures, and synergy between the hippocampus formation and other brain regions. Future research should focus on issues such as predictive cognitive spatial maps, hippocampal representations of cognitive information at different precision and hierarchy, the research vacancies at the micro and mesoscopic levels of cognitive space mapping, and the commonality and specific mechanism of physical space and cognitive space mapping.

Keywords: cognitive map, grid cell, place cell, hippocampal formation